# Die Zähne von Myliobatis aquila.

---

## Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

**hohen philosophischen Fakultät**

der

**Universität Basel**

vorgelegt von

Paul Treuenfels,

Zahnarzt

aus Breslau.

BRESLAU.
Druck von Leopold Freund.
1896.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548622_0036

Meiner lieben Mutter

und

dem Andenken

an

meinen teuren Vater

in Dankbarkeit

gewidmet.

# Einleitung.

Ohne Zweifel spielt bei der Erforschung der Stammesgeschichte der Vertebraten, bei der Einreihung einzelner Arten und Familien in das natürliche System das Gebiss in seiner mannigfachen Form, seiner wechselnden Grösse und der Art seines Aufbaus eine sehr bedeutende Rolle. Die Zähne sind es, die am ehesten aus früheren Erdepochen erhalten bleiben, und sie sind es auch, die bei der funktionellen Anpassung eine allmählige Umgestaltung durch eine Reihe der verschiedensten Formen erleiden, so dass es oft gerade durch Funde von fossilen Gebissen und Einzelzähnen gelungen ist, jetzt weit getrennte Arten zusammenzufassen und in Familien zu vereinigen.

Nicht minder wie die äussere Gestalt kommt dabei die innere Struktur der Zähne, die auch eine ständige Vervollkommnung durchmacht, in Betracht, und es ist das grosse Verdienst *Jaekels* (2), gerade auf diesen Punkt besonders aufmerksam gemacht und damit viele Irrtümer beseitigt zu haben.

Wenn die Zähne durch Bau, Struktur und Entwickelung diese hervorragende Stellung bei der Erforschung der Descendenz der Wirbeltiere im allgemeinen einnehmen, so gilt dies noch ganz besonders für die Selachier, in deren mannigfache Arten mit den extremsten Gebissformen durch Vergleichung der Zahnbildungen untereinander und mit fossilen Funden einerseits Zusammenfassung und Verwandtschaft festgestellt, andererseits bisher vereinigte Arten getrennt wurden.

Um nur ein Beispiel dafür anzuführen, will ich auf das einzige wertvolle Differenzierungsmerkmal zwischen Carchariden und Lamniden hinweisen. Wie *Jaekel* fand, ist dies die Struktur des Zahn-

beins. Während bei den Lamniden die Dentinkanälchen von einer vielfach verzweigten, netzartigen Pulpenhöhle ausgehen, nehmen sie bei den Carchariden von einer in der Mitte gelegenen, einheitlichen Höhle ihren Ausgang. Diese Struktur ist konstant in den verschiedensten Zahnformen und trennt die beiden Familien scharf voneinander.

Ein weiteres Beispiel giebt die Familie der Centrobatiden mit ihren Unterabteilungen, den Trygoniden, Myliobatiden und Ceratopteriden, eine Familie, die in der heutigen Schöpfung mit ihren sehr bemerkenswerten, charakteristischen Gebissen ziemlich isoliert dasteht, wenn sie auch durch mannigfache Uebereinstimmung in äusserem und innerem Körperbau an Rochen erinnert. Wiederum ist es *Jaekel* (3), dem es gelungen ist, durch makro- und mikroskopische Untersuchung eines reichen Materials von Selachierzähnen und Gebissen nicht nur die Stammformen und Ahnen der Myliobatiden zu finden, sondern er fand auch durch die Gemeinsamkeit früherer Stammformen mit anderen Familien die Verwandtschaft der Myliobatiden, ihre Stellung im System, er schuf die Familie der Centrobatiden. Und diese Stellung ist umsomehr gefestigt, als die Funde der Phylogenie in höchst interessanter Weise durch die Ontogenie von Myliobatis ihre Bestätigung erfahren.

Doch das Gebiss der Myliobatiden mit seinen grossen und breiten Zähnen regt auch noch aus einem anderen Grunde zur näheren Betrachtung an.

Es ist in letzter Zeit von einer grossen Anzahl von Forschern, welche sich die Zähne wegen ihres Wertes für die Stammentwicklung zum näheren Studium gewählt haben, die Frage erörtert worden, ob die komplizierten Zahnbildungen, die sich in allen Vertebratenklassen finden, aus Verschmelzung einfacher Formen oder durch Komplikationen eines Einzelzahnes entstanden sind. Mögen nun auch Befunde beim Myliobatisgebiss keine Geltung für höhere Tierklassen besitzen, so geben sie doch jedenfalls den Ausschlag bei der Entscheidung der Frage für die Selachier.

Um zu einer richtigen Beurteilung beider Fragen: der systematischen Stellung auf Grund des Gebisses, und der Konkrescenztheorie zu gelangen, ist Bau und Struktur, sowie die Entwicklung des Myliobatidengebisses zunächst ins Auge zu fassen, und dann zu einer Vergleichung mit den Verhältnissen der andern lebenden und fossilen Rochen überzugehen.

# Beschreibung des Gebisses von Myliobatis aquila.

## Der Bau des fertigen Gebisses.

### Anordnung und Stellung.

Die ersten genaueren Angaben und die besten Abbildungen des Myliobatidengebisses fand ich in *Owens* Odontographie. Alle späteren Forscher, wie *Kölliker, Giebel, Waldeyer, Baume, Wiedersheim* und *Tomes,* die sich mit vergleichender Anatomie der Zähne beschäftigten, geben entweder in Kürze die Angaben *Owens* wieder, oder sie beschränken sich überhaupt nur auf kurze histologische Bemerkungen über die Struktur. Die einzige Monographie giebt *Harless,* auf dessen Abhandlung ich noch öfters zurückzukommen genötigt sein werde.

Das Gebiss von Myliobatis aquila besteht aus je einer dem Ober- und Unterkiefer aufliegenden Kauplatte, welche ich, um einer Verwechslung vorzubeugen, Pflaster nennen will, da ihre Oberfläche annähernd an ein Würfelpflaster erinnert. Jedes dieser Pflaster setzt sich aus einer Mittelreihe von sechseckigen Platten, welche rechts und links von 3 Reihen rhombischer Säulen begrenzt wird, zusammen (Fig. 2). Diese rhombischen Säulen liegen so, dass ihre Axen denen des Körpers parallel gehen. Genau genommen haben wir es nur mit 2 Reihen rhombischer Säulen auf jeder Seite zu thun, die dritte äusserste Reihe beiderseits erhält durch die gerade Begrenzungsfläche des ganzen Pflasters eine Abstumpfung ihrer nach aussen gerichteten Ecken und dadurch oft fünfseitige Form (Fig. 2). Die sechseckigen Platten in der Mitte sind 6—7 Mal so breit (in der Breitenausdehnung des Mundes), wie sie von vorn nach hinten lang sind.

Das Pflaster ragt mit seinem hintersten Teile in eine Falte der Mundschleimhaut hinein. Die Zahl der ausserhalb der Falte sichtbaren Zahnreihen wird grösser mit dem Wachstum des Tieres. Im Unterkiefer liegen immer einige Reihen mehr frei, als im Oberkiefer.

Das Unterkieferpflaster ist in Mittelplatten und Randsäulen gleich hoch, das des Oberkiefers ist gewölbt und zwar in einem flachen Bogen, der von der Mitte nach den Randsäulen zu abfällt (Fig. 8). Gemäss der Kieferform bildet die Oberfläche des Pflasters im Unterkiefer einen flachen, nach hinten abwärts geneigten Bogen (Fig. 5 b). Im Oberkiefer dagegen macht die An-

lage beim Übergange vom vordersten zum zweiten Drittel einen rechten Winkel und einen ebensolchen vor dem letzten Drittel (Fig. 5a).

Die beiden Pflaster liegen sich nur in ihrem vordersten Drittel gegenüber. Ihre Richtung ist in diesem Teile auch nicht einander parallel, sondern sie konvergieren etwas nach vorn.

Was die Farbe der Pflasteroberfläche anbetrifft, so ist sie sehr verschieden. Während wohl allgemein ein gelblicher Ton vorherrscht, so kann doch dunkelbraune, andererseits aber auch eine bläuliche Färbung vorkommen.

## Form des Einzelzahnes.

Man kann an den Zähnen, die das Pflaster zusammensetzen, äusserlich 3 Teile unterscheiden: den Kronenteil, der zwei Drittel des ganzen Zahnes umfasst, die Basis und darunter die Rippen. Es stehen nun diese Teile bei älteren Tieren nicht senkrecht übereinander, sondern im Basalteile findet eine Knickung nach hinten statt, so dass die Vorder- ebenso wie die Hinterseite der Zähne eine gebrochene Linie bildet (Fig. 4) und sich bei dem dichten Stande der Zähne die Krone des nachfolgenden Zahnes zum Teil auf die Basis des vorhergehenden schiebt. Säulen und Platten sind an ihren gegenseitigen Berührungsflächen durch unregelmäsige Vorsprünge, die in Vertiefungen der Nebenzähne passen, fest vernietet (Fig. 8v). Dadurch und durch die oben geschilderte Verschiebung der Basis bilden die Zähne ein festgefügtes Pflaster, und es bedarf eines gewissen Kraftaufwandes, die einzelnen Zähne voneinander zu trennen. Das oberste Drittel der Seitenflächen ist frei von solchen Vorsprüngen. Doch berühren sich auch dort die Zähne innig. Die in Funktion befindlichen weisen den festesten Zusammenhang auf, so dass kaum ein feiner Spalt zwischen den einzelnen Zähnen wahrgenommen werden kann. *Harless* vergleicht dort die Grenzlinien mit dem Aussehen der Fissuren an alten Schädeln.

Der Zahn ruht mit seiner Basis im Bindegewebsüberzuge des Kiefers und zeigt an seinem Grunde von hinten nach vorn ziehende parallel verlaufende Rippen, zwischen denen schmale Riefen liegen, welche einen kugeligen Querschnitt besitzen und nach unten durch einen schmalen Spalt offen stehen (Fig. 8). Diese Längsrippen der einzelnen Zähne liegen so hintereinander, dass sie dem blossen

Auge als von vorn bis hinten zusammenhängende Rippen erscheinen. Dies ist jedoch nicht der Fall. An der Stelle, an der sich die einzelnen Zähne voneinander abgrenzen, haben die Rippen eine flache Einkerbung, und dort ist eine Trennung ihrer Kontinuität vorhanden (Fig. 3 und 4). Die Zahl der Längsrippen ist sehr verschieden; konstant bleibt nur die Zahl der auf die Randsäulen kommenden Rippen. Die Zahl der Rippen, auf denen die Mittelplatten ruhen, vergrössert sich mit dem Wachstum des Tieres. Die Zahl 6—7 nach *Harless* hat nur für junge Tiere Giltigkeit, ich sah 20 und mehr Rippen der Mittelplatten bei älteren Tieren. In welcher Weise sich die Randsäulen an der Bildung der Längsrippen beteiligen, mag Fig. 3 veranschaulichen. Auch hier erscheinen sie kontinuierlich zu verlaufen, aber auch hier ist eine Trennung, der Rautenform entsprechend, vorhanden, welche sich durch feine Linien markiert. Die den Mittelplatten zunächst liegenden beiden Reihen der rhombischen Säulen haben 4 Rippen, die mittelste Reihe jederseits hat 3, die Reihe am Rande 2 Rippen. Diese Einzelzähne bilden, wie vorhin erwähnt, ein so festes Pflaster, dass auf der Ober- sowohl wie auf der Unterseite die Grenzen der Einzelzähne nur durch feine Linien angedeutet sind. Ein so gestaltetes Gebiss muss ausserordentliche Dienste beim Kauen und Zermalmen hartschaliger Tiere leisten, und man geht wohl nicht fehl, wenn man die Mahlthätigkeit als Funktion dieses Gebisses annimmt. Dieselbe besteht wahrscheinlich in einem Vor- und Zurückschieben des Unterkiefers. Darauf ist der Ursprung einer flachen, rundlichen Kaugrube auf der Oberfläche des Unterkieferpflasters zurückzuführen. Dieselbe beginnt vorn an der zweiten oder dritten Reihe und reicht über eine Anzahl Reihen hinweg. Wenn *Harless* sagt, dass oben die 5. bis 8., unten die 4.—8. Reihe zum Kauen gebraucht wird, so ist das nach meinen Untersuchungen irrig. Dass nur 4 Reihen gleichzeitig in Funktion sind, trifft höchstens für ganz jugendliche Tiere zu. Ich fand jedoch auch bei diesen, dass die 2.—5. oder 3. bis 6. Reihe im Oberkiefer, unten die 2.—7. Reihe gleichzeitig benutzt wird. Bei der angenommenen Kauthätigkeit werden im Unterkiefer mehr Zahnreihen als im Oberkiefer gleichzeitig verwendet. Die ältesten Oberkieferzähne treten nach oben und vorn, so dass sie bei geschlossenen Kiefern, wenn man die Nasenklappe zurückschlägt, sichtbar sind. Gemäss dieser ihrer späteren Stellung treten

die Oberkieferzähne eher ausser Funktion, als die Unterkieferzähne. 3—4 funktionslose Zahnreihen, wie sie nach *Harless* am Vorderende vorkommen sollen, habe ich nicht gefunden, da eine beständige Abstossung daselbst stattfindet.

## Struktur der Zähne.

Für meine histologischen Untersuchungen geeignete Präparate zu erhalten, war schwierig, da der Kalkreichtum der Zähne den gewöhnlichen Entkalkungsmethoden nur sehr langsam wich, und bei der Grösse der Objekte noch soviel Kalk im Innern zurückblieb, dass dem Messer bedeutender Widerstand entgegengesetzt wurde. Um gute Übersichtsbilder und recht feine Schnitte zu erhalten, benutzte ich die von *Partsch* angegebene Entkalkungsmethode mit Trichloressigsäure. *Partsch* wendet eine fünfprozentige wässerige Lösung an und lässt nach vollständiger Entkalkung, die in verhältnismässig sehr kurzer Zeit eintritt, so lange wässern, bis jede Spur von Säure verschwunden ist. Dann kann man das Präparat entweder sofort mit dem Gefriermikrotom schneiden oder nach gründlicher Entwässerung mit absolutem Alkohol in Celloidin einbetten.

Die Zähne von Myliobatis aquila, deren einziger äusserer Formunterschied die grössere Breite der Mittelplatten ist, unterscheiden sich ebensowenig in ihrer Struktur. Mittelplatten und Randsäulen zeigen denselben Bau in Krone, Basis und Rippen.

Der Myliobatiszahn besteht in seiner Hauptmasse aus Dentin, oberflächlich bedeckt von einer dünnen Lage Schmelz und durchzogen von dem Pulpengewebe.

**Dentin.** Das Zahnbein zeigt bei Myliobatis und den ihm verwandten Formen eine eigentümliche Struktur. Das Zahnbein der Rippen und der Basis ist von einem unregelmässigen, netzartigen Kanalsystem durchzogen, welches hier speziell in der Krone regelmässig wird. Zwischen den einzelnen Kanälen liegt überall eine relativ dünne Schicht Dentin.

*Owen* nannte das so unregelmässig gebaute Zahnbein Vasodentin. *Tomes* (4) gab ihm den Namen Plicidentin, indem er 4 Arten von Dentin unterscheidet:

1. Hartes, unvaskularisiertes Dentin.
2. Vasodentin, welches gleich Dentin von Odontoblasten herstammt, aber ein anastomosierendes Netzwerk von rund um Kapillargefässe modellierten Kanälen besitzt.

3. Plicidentin, welches sich wohl aus Odontoblasten, aber aus komplizierter Pulpa derart aufbaut, dass es in mehr oder minder geteilte Systeme von Dentinkanälchen zerfällt.
4. Osteodentin wird entwickelt von Odontoblasten. Es gleicht dem Knochen und ist ganz abweichend vom Dentin. Es ist von einem System breiter Kanäle durchsetzt, welche weder Blutgefässe besitzen noch mit solchen in irgend einer Verbindung stehen.

*Baume* behält die Bezeichnung Vasodentin bei für Plicidentin, warnt jedoch vor Missverständnis der Bezeichnung. Man solle nicht etwa glauben, dass sich Gefässe und Bindegewebe in das Dentin hinein verzweigen. *Röse* (6) schlägt für Vasodentin die deutsche Bezeichnung „verästeltes Zahnbein" vor.

Den untersten Teil des Zahnes bilden die in gleichmässigen Abständen voneinander entfernt verlaufenden Rippen. Diese Rippen sind durchzogen von einer Menge unregelmässiger Pulpenkanäle, welche untereinander anastomosieren und zum Teil nach aussen münden. Die Mündungen liegen meist in den Riefen, zuweilen aber auch ausserhalb derselben (Fig. 8 u. 12). Ein grosser Teil der Pulpenkanäle in den Rippen steht mit dem Maschenwerk von unregelmässigen Kanälen, welches den Basalteil durchzieht, in Verbindung. Diese Pulpenkanäle des Basalteils haben keine Mündungen nach aussen, sondern gehen in die Pulpenkanäle über, welche die prismatischen Röhren der Krone durchziehen (Fig. 11).

Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man, dass das zwischen diesen Kanälen liegende Dentin in Krone, Basis und Rippen gleich gebaut ist.

Die Krone des Zahnes, welche zwei Drittel desselben einnimmt, wird von polygonalen, meist sechsseitigen, prismatischen Röhren gebildet, welche eng aneinander liegend fast die Kaufläche erreichen. Jede Röhre ist von einem längs verlaufenden Pulpakanale durchzogen, dessen Lumen rund oder oval ist (Fig. 10). Der Kanal behält in seinem Verlaufe dieselbe Stärke bei, bis in die Nähe der Kaufläche, wo er sich verengt oder auch (aber bedeutend seltener) dichotomisch teilt. Von diesen Pulpakanälen aus gehen feine Kanälchen, die sogenannten Dentinkanälchen, in die Wände der Röhren. Die Dentinkanälchen ziehen sich von dem Lumen der Röhren aus, horizontal oder nach oben gerichtet, nach allen Seiten, das Zahnbein auch in der Richtung der Kau-

fläche durchsetzend. Ihr Verlauf ist wellig, und sie verzweigen sich baumartig. Sie anastomosieren untereinander und endigen in feinste Ausläufer (Fig. 10). Diese sind namentlich nach der Kaufläche zu parallel gerichtet und so dicht und zahlreich, dass auf Schliffen das Zahnbein an dieser Stelle eine andere Lichtbrechung zeigt, als im übrigen Zahne. *Owen* meint, dass hin und wieder Anastomosen zwischen den feinsten Ausläufern der Dentinkanälchen einer Röhre mit den Dentinkanälchen der benachbarten Pulpakanäle stattfinden. *Harless* giebt ähnliche Wahrnehmungen an. *Tomes* (5) will zuweilen Anastomosen gesehen haben, doch giebt seine Abbildung eines Querschnitts durch die Krone eines Myliobatiszahnes die thatsächlichen Verhältnisse ungenau wieder, da der der Zeichnung zu Grunde liegende Schliff zu dick ist. Mir selbst ist es weder auf Schnitten noch auf Schliffen gelungen, eine Verbindung zwischen den benachbarten Kanalsystemen zu bemerken.

Sowohl auf Längs- wie auf Querschnitten erkennt man an dem Zahnbeine, dass es durch konzentrische Ablagerung entstanden ist (Fig. 10 u. 11). Dem Alter des Zahnes entsprechend verdickt sich die Wandung der Pulpakanäle, während das Lumen der Pulpenkanäle immer enger wird und sich mehr und mehr von der Kaufläche entfernt.

Der Querschnitt einer die Krone bildenden Röhren zeigt die mehr oder weniger regelmässige Gestalt eines Sechsecks, so dass jede Röhre an sechs Nebenröhren grenzt mit Ausnahme derjenigen, welche an der Zahnwand stehen. Nur eine dunkle schmale Zone, bei stärkerer Vergrösserung an einzelnen Stellen körnig erscheinend, deutet die Grenze an (Fig. 9, 10, 11). *Owen* hielt diese Linie für eine dünne Schicht Knochen oder Cement. Ich bin der Ansicht, dass es sich dort, wo die Zone körnig erscheint, um kleine kugelige Interglobularräume handelt. Die Dunkelheit der Zone beruht darauf, dass die Dentinkanälchen unmittelbar bis an die Stelle heranreichen, aber nicht hineindringen, und das Dentin demgemäss eine andere Lichtbrechung zeigt (Fig. 10). Eine Ausstattung des Dentins mit Dentinkanälchen, welche von den netzförmig angeordneten Pulpenkanälen ausgehen, bemerkt man gleichfalls in Basis und Rippen.

Die Aussenseiten der Basis und Rippen liegen im Bindegewebe, sind glatt und ohne Dentinkanälchen. Die Basis und Rippen müssen ebenso wie die Krone ihrer Struktur nach für Vasodentin erachtet werden und nicht als Cement.

Eine Cementbekleidung des Basalteils und der Rippen ist nicht vorhanden, das Dentin liegt frei im Bindegewebe. *Harless* erkannte ebenfalls schon die Übereinstimmung der Struktur in Krone und Basis, nur in der Bezeichnung macht er Unterschiede, indem er die Röhren der Krone mit Kalkkanälen, das Netzwerk aber mit Knochenkörperchen vergleicht.

Wie wir aus den Ausführungen von *Jaekel* (2) ersehen, ist diese Dentinstruktur die älteste. Er nimmt an, dass die Menge von Pulpenkanälen davon herrührt, dass die Dentinkanälchen noch auf einer zu niedrigen Stufe der Entwicklung stehen, d. h. so kurz sind, dass sie die Bildung und Ernährung einer grösseren Schicht Dentin nicht auszuführen imstande sind. Er ist nicht der Ansicht, die Kürze der Dentinkanälchen sei eine Folge der vielen Pulparäume, oder, wie er sie nennt, Vasakanäle, und belegt seine Ansicht mit Beispielen, aus denen hervorgeht, dass bei bestimmten Arten die ältesten Formen Vasodentin besitzen, während bei späteren die Dentinkanälchen schon länger und regelmässiger sind und die Pulpa in einen Raum sich zusammenzieht.

**Schmelz.** Für die Anwesenheit von Schmelz ist die notwendige Bedingung das Vorhandensein von einem Schmelzorgan. Über dieses Schmelzorgan bei den Selachiern waren die Ansichten lange sehr geteilt.

*Born* fand, dass die Fischzähne mit Ausnahme der Cyclostomen und Gymnodonten sich in Säckchen entwickeln, stand aber der Bildung des Schmelzes von der inneren Seite des Säckchens sehr skeptisch gegenüber.

*Heinke* meint mit Recht, dass *Born* das Schmelzorgan immer gesehen, aber wegen der schlechten optischen Hilfsmittel nicht recht gedeutet hat. *Owen,* der die Haifischzähne aus freien Papillen entstehen lässt, vermisst das Schmelzorgan und damit auch den Schmelz. Er bemerkt allerdings eine schmelzähnliche äussere Schicht. *Kölliker, Leydig* u. a. leugnen mit dem Schmelzorgan auch die Anwesenheit von Schmelz. *Kölliker* findet an seiner Stelle eine dichtere Lage von Elfenbein ohne oder mit undeutlichen Kanälen, erkennt sie nur nicht als Schmelz an, weil er kein Schmelzorgan fand. *Hertwig, Tomes* wiesen das Schmelzorgan bei den Selachiern und mit ihm die Vorbedingung für die Anwesenheit von echtem Schmelz, der sich auch in den meisten Fällen vorfindet, nach.

Auf das Schmelzorgan bei Myliobatis komme ich später nochmals zurück. Hier handelt es sich nur um den Schmelz. *Harless* beschreibt die Zahnoberfläche als echten Schmelz, trotzdem er die Zähne aus freien Papillen entstehend annimmt.

Schnitte, mit grösserer Deutlichkeit noch Schliffe ergaben die Anwesenheit von Schmelz an den Zähnen von Myliobatis, an der Kaufläche und an den Seiten in ihrem obersten Drittel. Die Schmelzschicht ist sehr dünn und hat ihre grösste Ausdehnung an der Kaufläche (Fig. 8). Die Struktur des Schmelzes ist dieselbe, wie sie bei den Selachiern überall vorkommt. Der Schmelz hebt sich von dem Dentin zwar durch seine Lichtbrechung ab, aber die Zahnbeinfasern gehen mit ihren feinsten Endigungen in den Schmelz hinein (Fig. 11), so dass eine scharfe Grenze zwischen Schmelz und Dentin nicht vorhanden ist. *Jaekel* (1), der diesen Schmelz für die auf der niedrigsten Entwicklungsstufe stehende Form hält, schlägt dafür den Namen „Placoinschmelz" vor.

Der Schmelz findet sich nur an denjenigen Zähnen von Myliobatis, welche noch nicht in Funktion getreten sind, denn bei der Zermalmung der Nahrung wird die dünne Schicht abgenützt, ja sogar oftmals ein guter Teil der Krone mit.

**Zahnpulpa.** Eingebettet bis zu der Höhe, in der der Schmelzüberzug der Seitenflächen beginnt, liegen die Zähne in dem den Kiefer überziehenden Bindegewebe (Fig. 12), dessen zwischen Zahn und Kiefer liegender Teil sehr zellreich ist, während der zwischen den Zähnen befindliche straffes, faseriges Bindegewebe aufweist. Die Fasern verlaufen parallel der Oberfläche, welche von mehrschichtigem Epithel überzogen ist (Fig. 12 ep). Durch einen schmalen Längsspalt gelangt das Bindegewebe in die Riefen, die zwischen den Längsrippen des Zahnes liegen, und in denen Blutgefässe verlaufen (Fig. 12 bg). Von den Riefen aus hauptsächlich gelangt das ernährende Zellmaterial durch die obenerwähnten Mündungen in die Pulpenkanäle der Rippen. Doch zieht es auch von unten her ein (Fig. 12 cm), und durch diese zahlreichen, mannigfach in den Zahn ziehenden Stränge findet eine Befestigung der Zähne im Bindegewebsüberzuge der Kiefer statt.

Von den Rippen aus gelangt das Gewebe als Pulpa in die Kanäle des Basalteils und steigt in die Pulpakanäle der prismatischen Röhren in der Krone auf. Man kann ein faseriges Gewebe

unterscheiden (Fig. 12 p), mit zahlreichen, meist spindelförmigen Zellen, und an den Wänden einzeln liegende Odontoblasten, welche sich mit ihren Fortsätzen in die Dentinkanälchen hinein erstrecken. Blutgefässe und Nerven habe ich im Innern der Pulpa nicht nachweisen können.

## Entwicklung der Zähne.

### Entwicklung von Stellung und äusserer Form.

Oeffnet man das Maul eines 10 cm grossen Embryos von Myliobatis aquila, dessen Bezahnung im Erscheinen begriffen ist, so findet man das Feld auf den Kiefern, welches das festgefügte Pflaster später trägt, besetzt von einzelnen kleinen, rundlichen Zähnen, die relativ weit voneinander getrennt sind. Die Zwischenräume sind von der Mundschleimhaut ausgefüllt, welche sich über die Zähne erhebt, so dass diese in flachen Gruben liegen. Die Zähne zeigen noch nicht die ausgesprochene Sechseckform, die eine Folge der späteren Aneinanderlagerung ist, sondern sind rundlich. In ihrer Grösse und Breite sind die mittleren von den seitlichen nicht verschieden. Die Zahl und Stellung der nebeneinander liegenden Zähne ist dieselbe, wie bei dem ausgewachsenen Tiere. Bedeutungsvoll, wie nachher gezeigt wird, ist der Umstand, dass die erste Reihe aus 2 Zähnchen besteht, während der erste Mittelzahn in der zweiten Reihe auftritt.

Zu meinen Untersuchungen über das Wachstum der Zähne standen mir neben dem von Herrn Professor *Chun* mir gütigst überlassenen Embryo 3 Köpfe von Jugendformen verschiedener Stadien, sowie mehrere trockene Gebisse älterer Tiere aus den Sammlungen des zoologischen und zahnärztlichen Instituts in Breslau zur Verfügung.

Befreit man nun an irgend einem dieser Tiere die Zahnanlagen von der sie bedeckenden Schleimhautschicht, und legt somit den ganzen Zahnkomplex frei, so zeigt sich, dass die Breitenausdehnung des Pflasters am embryonalen Hinterende eine grössere ist, als an dem in Funktion befindlichen vorderen Teile. Das gesamte Pflaster hat dann die Form eines Trapezes, die Vorder- und Hinterseiten gehen einander parallel, während die seitlichen Ränder nach hinten divergieren (Fig. 2). Dies fand ich bei allen Altersstufen. Es erklärt sich daraus, dass bei dem Breitenwachstum der Kiefer sich

der embryonale Teil des Pflasters verbreitert, während der bereits total entwickelte Teil bei dem Wachstum der Kiefer keine Veränderung mehr erleidet.

Auch bei den Mittelplatten macht man die Wahrnehmung, dass eine Breiten-Differenz zwischen embryonalen und entwickelten Platten vorhanden ist, und zwar sind die embryonalen ebenfalls breiter, als die vorderen. Der hinterste Zahnkeim wird jeweils bei der Verbreiterung des Kiefers breiter angelegt und behält diese Breite bis zu seiner Abstossung am vorderen Ende bei, ohne durch Apposition weiterhin eine Verbreiterung zu erfahren. So erklärt sich auch die geringere Breite der Platten am vorderen Ende des Pflasters: die vordersten Platten wurden zu einer Zeit am Hinterende angelegt, als die Dimensionen des Kiefers kleiner waren. Sie sind nun bei dem Zahnwechsel die vordersten geworden. Zugleich ist aber das Tier und der Kiefer gewachsen, die hintersten Platten dabei fortlaufend breiter geworden.

In Betreff der Längenzunahme des Pflasters von vorn nach hinten ergiebt sich folgendes:

Der jüngste embryonale Keim ist ganz schmal, nimmt rasch, wie aus dem davorstehenden Keime (Fig. 2) ersichtlich ist, an Länge zu bis zu dem Stadium, in dem die Verkalkung beginnt, und schliesst dann sein Längenwachstum ab. Auch hierbei finden wir die vordersten, ältesten Zähne kürzer, wofür die oben gegebene Erklärung der Stabilität ebenfalls gültig ist. Nach Fig. 2 könnte es scheinen, als ob die Erklärung unrichtig ist, denn auf diesem Bilde sind thatsächlich die vordersten Platten die längsten. Es kommt dies nur am Unterkiefer vor und beruht auf der schon oben erwähnten Abnützung beim Kauen, wodurch bei schräger Abnützung die Fläche vergrössert wird.

Die Längenzunahme der Mittelplatten ist im Verhältnis zum Kieferwachstum eine relativ sehr geringe und würde nicht genügen, um mit diesem gleichen Schritt zu halten. Es verlängert sich daher das Pflaster ausserdem dadurch, dass am embryonalen Ende die Neubildung der Zahnreihen schneller vor sich geht, als am Vorderende die Abstossung.

Die Höhe der Zahnplatten ist ebenfalls nicht konstant, sondern sie wächst zugleich auch mit der grösseren Ausdehnung in den andern Dimensionen. Auch dieses ist abgeschlossen in dem Stadium der beginnenden Verkalkung.

Anfügen will ich hier noch, dass alle Wachstumsverhältnisse der Mittelplatten in gleicher Weise von den Randsäulen gelten, nur ist ihre Zunahme in der Breite nicht so bedeutend, wie die Zunahme der Mittelplatten, aber eine gewisse Verbreiterung findet auch hier statt. Höhen- und Längenwachstum halten mit den entsprechenden Erscheinungen bei den Mittelplatten gleichen Schritt.

Durch beifolgende Tabelle mag erläutert werden, in welcher Längen- und Breitendifferenz der älteste und der jüngste Teil des Pflasters bei den von mir untersuchten Tieren, sowohl beim Ober- wie beim Unterkiefer zu einander stehen.

Bei den vorgenommenen Messungen musste ich mich bei Angabe der Grösse des Tieres auf die Angabe der Querrichtung der Mundöffnung beschränken, da mir nur Köpfe von Myliobatis aquila zur Verfügung standen. Auf Grund der gefundenen Zahlen will ich den Versuch machen, folgende Zahlen, das Wachstum der Zähne betreffend, aufzustellen: Bei dem Wachstum der Mundspalte um 1 cm nimmt das Zahnpflaster 1,4 cm an Länge und 1 cm an Breite zu. Bei einer Verbreiterung des Pflasters um 1 cm verbreitern sich die Mittelplatten um 7 mm und verlängern sich um 0,8 mm. (Bei der Tabelle ist 1 mm als Masseinheit angenommen.)

| | Breite der Mundspalte | Oberkiefer | | | | | | | Unterkiefer | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Pflaster | | | Mittelplatte | | | | Pflaster | | | Mittelplatte | | | |
| | | Länge | Breite | | Länge | | Breite | | Länge | Breite | | Länge | | Breite | |
| | | | vorn | hinten | vorn | hinten | vorn | hinten | | vorn | hinten | vorn | hinten | vorn | hinten |
| Stad. I Embryo | 12 | 4 | 7 | 7 | 1 | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| St. II | 18 | 10 | 14 | 14 | 1½ | 3 | 6 | 8 | 18 | 14 | — | 1½ | 3 | 6 | 8 |
| St. III | 21 | 30 | 18 | 21 | 1½ | 3 | 10 | 13 | 32 | 16 | 19 | 1½ | 2½ | 9 | 12 |
| St. IV | 40 | 44 | 34 | 35 | 3 | 3½ | 19 | 20 | 55 | 30 | 34 | 3½ | 4½ | 18 | 20 |
| St. V Kiefer | | 120 | 84 | 90 | 6¼ | 7 | 72 | 73 | 160 | 84 | 86 | 7 | — | 68 | 70 |

## Histogenese.

**Histogenese der Zahnleiste.** Die Entstehung der Zähne bei den Selachiern ist von jeher ein Gegenstand des Interesses für den Forscher gewesen, und die von *Hertwig* festgestellten Thatsachen sind ganz darnach angethan, immer wieder neue Untersuchungen auf diesem Gebiete anzuregen. *Owen* giebt eine Beschreibung von der Entstehung der Plagiostomenzähne, welche lange Zeit als massgebend erachtet wurde. Er sagt, dass zuerst eine freie Papille von der Mundschleimhaut gebildet wird. Die Zahnpapillen sinken dann nicht in die Substanz der Schleimhaut, von welcher sie ausgehen, sondern sie graben sich in eine über ihnen liegende Deckmembran ein. Diese bildet dann die Kapsel, in der die Entwicklung beendet wird. Er verneint jeden organischen Zusammenhang dieser Kapsel mit der Papille. *Kölliker* lässt die Zähne der Plagiostomen in Furchen der Kieferränder auf freien Papillen sich entwickeln. Bei *Leydig* werden die Zahnpapillen der Fische und Amphibien nie in Säckchen eingeschlossen, womit zugleich die Anwesenheit eines Schmelzorgans fortfällt. *O. Hertwig* war es vorbehalten, in die Entwicklung der Haifischzähne Licht zu bringen und dieselbe klar zu legen. *Tomes* (1), dessen Arbeit über denselben Gegenstand kurze Zeit darauf erschien, kam unabhängig zu denselben Resultaten, nur schildert er sie nicht mit derselben Genauigkeit und Ausführlichkeit. An *Hertwig* und *Tomes* haben sich die meisten späteren Forscher angeschlossen mit Ausnahme von *Wiedersheim*, der annimmt, dass die Selachierzähne durch Verknöcherung freistehender Papillen der Schleimhaut entstehen, und *Röse* (4), welcher sagt: „Nicht allein bei den Selachiern, sondern auch bei Teleostiern, Ganoiden, überall zeigen sich die Anlagen der ersten Zähnchen als über die Oberfläche hervorragende freie Papillen," und an anderer Stelle (3): „Nach meinen bisherigen Beobachtungen entwickeln sich bei sämtlichen niederen Vertebraten bis herauf zu den Urodelen die ersten Zahnanlagen in Form von typischen, über das Niveau der Schleimhaut hervorragenden Papillen." Dies gilt nur für die ersten Zahnanlagen, für die späteren nimmt *Röse* auch eine Zahnleiste an. *A. Carlson* wies bei den Teleostiern eine Zahnleiste nach, und *Schwalbe* meinte bei seiner Besprechung der Dentitionstheorieen, dass *Röse* auf das Papillenstadium zu viel Wert lege und bezeichnete die Befunde *Hertwigs* als die richtigen. Auch ich fand als

zweifellos sicher, dass selbst die allerersten Zahnanlagen der Selachier nach Bildung einer Leiste an dieser entstehen.

Als ich den mir zur Verfügung stehenden Unterkiefer eines Myliobatisembryos untersuchte, um mich daran über die Zahnentwicklung bei diesem Tiere zu orientieren, kam ich zuerst zu einer Bestätigung der Angaben *Owens*. Ich fand, dass die Zähne aus freien Papillen von einer Schicht Cylinderepithel bedeckt entstehen. Zu dieser irrigen Anschauung kam ich auf dieselbe Weise, wie es *Hertwig* von *Owen, Leydig* und *Kölliker* annimmt. Ich hatte vorher an dem Kiefer die Deckmembran von den Zähnen abgehoben, wobei ich nicht die Empfindung hatte, als ob ich eine gewaltsame Zerreissung der Gewebe ausführte. Bei der nun folgenden Untersuchung des Oberkiefers kam ich zu völlig mit denen *Hertwigs* übereinstimmenden Resultaten. Ein Längsschnitt zeigte, dass die Schleimhautfalte, welche über den keimenden Anlagen war, mit diesen innig zusammenhing. Von dem die Deckmembran bildenden Bindegewebe gehen Fasern in das auf dem Kiefer liegende Bindegewebe über, welches die Zähne trägt (Fig. 7). An der Stelle, an welcher sich das Bindegewebe auf den Kiefer hinüberlegt, befindet sich das Ende einer Epithelleiste, die, über den Zahnkeimen liegend, auf der diesen zugekehrten Seite aus Cylinderepithel besteht (Fig. 13 c). Über diesem Cylinderepithel liegt eine mehrschichtige Epithelschicht (Fig. 13 e).

Um die Bildung der Epithelleiste zu ersehen, benutzte ich, da mir kein so junger Embryo von Myliobatis zur Verfügung stand, einen Embryo von Torpedo marmorata, 3 cm lang (Geschenk von Herrn Professor *Rohde* in Breslau). Auf Fig. 15 zeige ich bei f die Bildung der Zahnleiste. Das Epithel der Mundschleimhaut hat sich gefaltet und eine Leiste in die Tiefe gesendet. Sie besteht aus 2 Schichten cylindrischen Epithels, welche in der Mitte rundliche Epithelzellen einschliessen. Fig. 16 zeigt die Bildung des ersten Zahnkeims bei einem etwas älteren Embryo von Torpedo. Die Zahnleiste hat sich verlängert und umwächst eine Bindegewebspapille, indem gleichzeitig die dieser zunächst liegenden Epithelzellen der Leiste sich in grosse, schmale Cylinderepithelzellen mit endständigem Kerne umwandeln und die rundlichen Epithelzellen im Innern der Leiste sich vermehrt haben. Die Bildung der Zahnpapille erfolgt nicht am äussersten Ende der Leiste, sondern etwas vor demselben, so dass die Leiste unge-

hindert weiterwuchern kann, wie es *Röse* (1) beim Menschen fand. Entgegen der früheren Ansicht, dass die Bindegewebspapille in die Zahnleiste hineinwuchere, bin ich mit *Röse* (5) der Ansicht. dass die Zahnleiste das aktive Element dabei ist. *Hoffmann* wendet sich zwar dagegen, indem er die Hautzähne der Selachier anführt, die über die Oberfläche hervorragen. Doch ist damit nichts bewiesen, denn es kann trotzdem der Schmelzkeim zuerst wuchern und das unmittelbar mit grösserer Energie wuchernde Bindegewebe die Hebung der Epithelleiste bewirken.

Was nun die Entstehung der späteren Zähne anbelangt, so ist *Tomes* (2) der Ansicht, dass die Schmelzorgane der nachfolgenden Zähne von Elasmobranchiern sich von dem Halse der Schmelzorgane ihrer Vorgänger abzweigen. Für diese Anschauung habe ich bei meinen Untersuchungen gar keinen Anhaltspunkt gefunden, das Weiterwuchern der Zahnleiste in das den Kiefer bedeckende Bindegewebe, bei Myliobatis sowohl, wie bei andern Selachiern findet während des ganzen Wachstums des Tieres statt. Der Kiefer wächst, die Oberfläche desselben dehnt sich aus, und dadurch wird wieder ein Raum geschaffen, in dem die Zahnleiste weiterwuchern kann (Fig. 7). An dieser weiter wachsenden Zahnleiste entstehen neue Zahnkeime und fortwährend neue Zähne, welche den alten Zähnen als Ersatz dienen, indem zugleich ein Vorrücken der Zähne auf dem Kiefer stattfindet und vorn die ältesten abgestossen werden. Beim ausgewachsenen Tiere, ein Stadium, das bei Myliobatis vielleicht nie erreicht wird, indem wir es hier möglicherweise mit zeitlebens wachsenden Formen zu thun haben, bildet sich am Ende der Zahnleiste gleichsam eine Vegetationslinie (Regenerationspol), an welchem sich immer neues Zellmaterial zur Bildung neuer Zahnkeime entwickelt.

Dass die neugebildeten Zähne nicht Abkömmlinge ihrer Vorgänger sind, sondern stets aus der ursprünglichen Epithelleiste entstehen, bespricht auch *Baume* ausführlich und schlägt für diese Zahnleiste daher den Namen „primitive Schmelzkeimfalte, plica dentalis“ vor. Ich habe diese Bezeichnung nicht aufgenommen, da mir die Bezeichnung Zahn- oder Epithelleiste, die man jetzt allgemein für die entsprechende Gewebsbildung bei den höheren Vertebraten und speziell beim Menschen gebraucht, auch dafür zu entsprechen scheint.

Ehe ich auf die Histogenese der Zähne selbst eingehe, will ich

nur noch einige Bemerkungen über das Schicksal der Zahnleiste hier einschieben.

Bei älteren Tieren von Myliobatis aquila befindet sich an der Stelle im Munde, an welcher die Zähne erscheinen, eine Einsenkung der Schleimhaut, eine Falte, die mit dem Alter des Tieres an Tiefe zunimmt. Die Zähne liegen am Anfange der Falte frei und sind unter ihr zu sehen. *Harless* fasste diese Bildung als Schutz für die noch nicht festen Zähne auf. Dies ist sie auch in letzter Linie gewissermassen, ursprünglich aber war an Stelle dieser Falte jedoch die Zahnleiste, deren Überbleibsel sie ist.

Schematisch habe ich in Fig. 6 die Bildung der Zahnleiste und ersten Zahnkeime bei Myliobatis dargestellt. Bei dem von mir untersuchten Embryo findet sich keine tiefere Nische, sondern nur eine flache Einsenkung an der Stelle im Mundepithel, wo die Zahnleiste in die Tiefe gewuchert ist. Der Epithelüberzug über dem Kiefer geht ohne Unterbrechung in den Überzug der Deckmembran über. Ganz anders ist es bei älteren Tieren, bei denen die Zähne schon frei aus dem Bindegewebsüberzuge des Kiefers herausragen. Bei diesen Tieren findet man, wie schon gesagt, eine Falte, die immer tiefer wird, je älter das Tier ist (Fig. 5 und 7). Sie entsteht auf folgende Weise:

So lange die Bildung des Zahnes vor sich geht, so lange wird er von dem Cylinderepithel der Zahnleiste bedeckt. Ist der Zahn jedoch fertig, so verödet das Cylinderepithel, der Zusammenhang mit der Zahnleiste hört auf. An der Stelle desselben entsteht zwischen Zahnoberfläche und Gewebe eine Spalte. Die Epithelleiste verschwindet nicht ganz, sondern die Reste der Zahnleiste bilden den Epithelüberzug der Falte, der sich oben in das Epithel der Mundschleimhaut fortsetzt (Fig. 7). Da die Zahnleiste mehr und mehr in die Tiefe rückt, und die Zähne daher in grösserer Tiefe sich entwickeln und ihre Entwicklung beenden, so wird natürlich die Falte, die sich zwischen Zähnen und Deckmembran bildet, immer tiefer werden.

**Histogenese der Zähne.** Es wird vielleicht am zweckmässigsten sein, an einem älteren Tiere, dessen Zahnentwicklung schon bei einzelnen Zähnen vollendet ist, die einzelnen Stadien, wie sie sich auf einem Längsschnitte verfolgen lassen, zu besprechen.

Auf die Entwicklung und Form der Zahnleiste brauche ich mit Rücksicht auf das vorhergehende Kapitel nicht weiter einzugehen. Man sieht, wie von dieser Zahnleiste etwas vor ihrem Ende eine Bindegewebspapille umwachsen worden ist. Dieselbe ist klein und schmal und besteht aus einer Anhäufung von zahlreichen rundlichen Bindegewebszellen, welche überall dicht nebeneinander liegen. Die Papille wird an ihrer Oberfläche und an den Seiten von der untersten Schicht der Zahnleiste, welche aus Cylinderepithel mit relativ grossen Zellen besteht, umgeben (Fig. 7). Dem ersten folgt als zweites Stadium eine wesentlich grössere Papille. Ihre Gestalt ist nicht mehr glocken- oder hutförmig, wie die erste, sondern sie hat eine mehr eckige Form, und zwar die Gestalt eines Vierecks, welche die spätere Kaufläche schon deutlich erkennen lässt. Die Oberfläche der Papille ist zumeist schräg, der Höhendurchmesser im Bereiche der Papille ein verschiedener, indem die Entwicklung, die in diesem Stadium vor allem in einem Wachstum der Papille besteht, auf der Seite weiter fortgeschritten ist, die vom Ende der Zahnleiste weiter entfernt liegt. Daher ist an dieser Seite die Papille höher, als auf der anderen. Das Cylinderepithel umschliesst auch diese Papille völlig und lässt nur die Unterseite frei. Die Bindegewebszellen der Papille haben sich dort, wo sie das Cylinderepithel berühren, ganz eng aneinander gelegt. Ebenso lassen sich im Innern der Papille Zellanhäufungen in strauchförmiger Anordnung erkennen, während dazwischen die Zellen nicht mehr so nahe aneinander liegen, wie in der jüngsten Papille.

Auf dem folgenden dritten Stadium (Fig. 7) beginnt die Abscheidung der Hartsubstanzen. Die Papille hat Form und Grösse des fertigen Zahnes erreicht. Die Schmelzabscheidung ist kaum wahrnehmbar, dagegen ist die Dentinablagerung schon ordentlich im Gange. Die von dem Ende der Zahnleiste entferntere Seite ist wieder weiter entwickelt. Hier erkennt man schon eine Dentinschicht nach der Aussenfläche zu an Kau- und Seitenfläche. Von dieser Dentinschicht ausgehend scheidet sich im Kronenteile das Dentin der Röhren in vertikalen Zapfen ab, die nach unten zu allmählich länger werden, bis sie auf das Netzwerk der Basis stossen, das ebenfalls auf diesem Stadium im Erscheinen begriffen ist, denn hier wie in den Rippen gehen von der Seitenwand unregelmässige Dentinvorsprünge und Lamellen aus, welche sich zum

Teil schon zu Pulpakanälen zusammengefügt haben. Niemals entstehen diese Dentinlamellen frei im Innern. Die Bindegewebszellen liegen auf allen Seiten dieser Zapfen und an den Dentinwänden in einer dreifachen Schicht, von denen die dem Dentin zunächst liegende aus Odontoblasten besteht (Fig. 13). Die Hohlräume zwischen den Dentinbälkchen sind mit einem faserigen Gewebe erfüllt.

Auf dem nun folgenden Stadium ist der Zahn schon fast vollendet. Die Schmelzablagerung hat sich etwas verstärkt, die Dentinstruktur ist in ihrem Gerüst vollendet, nur die Hohlräume sind noch relativ sehr breit. Das Cylinderepithel verödet mehr und mehr. Der Zahn ist dann als fertig zu bezeichnen, denn die Dentinabscheidung von Seiten der Odontoblasten geht lebenslang weiter, zwar nicht mehr mit derselben Energie, wie anfangs, sondern nur äusserst langsam, aber stetig.

Die Histogenese bei den Zähnen des Embryos geht selbstverständlich in derselben Weise vor sich und zeigt dieselben Bilder, nur findet kein Aufbau eines regelmässigen Röhrensystems, wie es in der Krone der älteren Zähne angetroffen wird, in den relativ sehr kleinen Zähnen statt. Dieselben bestehen ganz aus einem unregelmässigen, weitmaschigen Netzwerk.

Was nun die Vorgänge bei der Schmelz- und Dentinabscheidung angeht, so ist es mir nicht gelungen, Thatsachen zu finden, durch die es mir möglich wäre, zu einer der gegenwärtig diskutierten Hypothesen Stellung zu nehmen. Die Schmelzabscheidung ist bei Myliobatis im Verhältnis zu der Grösse des Cylinderepithels sehr gering, so dass ich den von *Tomes* (3) aufgestellten Satz, die Länge der Schmelzkeimzellen stehe im direkten Verhältnis zur Dicke des Schmelzes, in diesem Falle nicht bestätigt finde. Es scheint hier das Cylinderepithel mehr die Funktion zu haben, die Form für die Abscheidung von Dentin zu liefern, wie dies *Brunn* zuerst für die Wiederkäuerzähne beschrieben hat. *Röse* (4) ist mit Recht der Ansicht, dass dies die Hauptfunktion der Epithelscheide ist. Für die Abscheidung von Schmelz scheint mir von allen darüber herrschenden Ansichten die von *Ebner* aufgestellte Theorie wohl die wahrscheinlichste zu sein. *Ebner* meint, dass die Fortsätze der Zellen des Schmelzepithels zunächst eine Substanz abscheiden, welche zur späteren Kittsubstanz wird, während sich die Fortsätze selbst darauf in verkalkte Prismen umwandeln.

Die Dentinabscheidung erfolgt durch die Odontoblasten. Eine Erneuerung derselben findet nicht statt. In der Nähe der Odontoblasten lagern rundlich ovale, mit kurzen Fortsätzen versehene Zellen, welche die Ernährung der Odontoblasten besorgen. Ob die Bildung des Dentins eine einfache Sekretion oder eine Umbildung lebenden Protoplasmas ist, wage ich nicht zu entscheiden.

## Vergleichung von Myliobatis aquila mit den anderen Rochen.

### Vergleichung des Körpers.

Bei der Vergleichung des Körpers und der Zähne von Myliobatis mit den entsprechenden Verhältnissen bei den übrigen Rochen schliesse ich mich eng an die ausführlichen Darlegungen dieses Gegenstandes von *Jaekel* (3) an.

Die Vergleichung der äusseren Körperform der Myliobatiden mit der anderer Rochen ergiebt eine Anzahl abweichender Erscheinungen, von denen die Gestalt der Brustflossen wohl die auffälligste ist.

Die Myliobatiden besitzen sehr breit entwickelte Brustflossen, welche flügelartig zugespitzt sind. Die Seiten des Kopfes lassen sie frei. Ihre Flossenstrahlen ziehen schräg von vorn aussen nach hinten und biegen hinter dem Schultergürtel wieder nach aussen um. An der Spitze der Schnauze befindet sich eine Kopfflosse völlig von den Brustflossen getrennt, als eine einzige Flosse bei Myliobatis und Aetobatis oder zweigeteilt bei Rhinoptera.

Unter den jetzt lebenden Rochen sind es die Trygoniden, welche den Myliobatiden an Grössenentwicklung der Brustflosse ähneln. Doch setzen sich bei ihnen die Brustflossen ununterbrochen bis zur Schnauzenspitze fort und verschmelzen daselbst miteinander. Die Gliederungslinien der Brustflossenstrahlen verlaufen ziemlich gerade von vorn nach hinten. Der Umriss der Brustflossen bei den Trygoniden ist in der Regel halbkreisförmig. Von den übrigen zu den Rochen gehörigen Abteilungen kommt es bei den Rajiden zwar vor, dass sich die Brustflossen nach vorn bis an die Schnauze ausdehnen, die vordersten Flossenstrahlen aber sind dann stark vorwärts gerichtet und artikulieren nicht direkt am Kopfskelett.

Eine fossile Form, Promyliobatis, besitzt an ihrem Körper alle Merkmale der Myliobatiden, die Brustflossen jedoch hängen ununterbrochen mit den Kopfflossen zusammen, und die Brustflossen-

strahlen sind wenig gebogen. Vergleicht man die Form der Brustflossen dieses Tieres mit der von Myliobatis und Trygon, so sieht man, dass sie gewissermassen die Zwischenstufe zwischen beiden bildet. Einerseits nähert sie sich den Trygoniden durch die Kontinuität der Brustflossen über dem Kopfe, andrerseits ist die Trennung zwischen Kopf- und Brustflossen schon angedeutet, indem die Flosse an den Seiten des Kopfes bedeutend schmäler ist, als an der Schnauze. Die Gliederungslinien der Flossenstrahlen halten auch ungefähr die Mitte zwischen den Trygoniden und Myliobatiden.

Die Bauchflossen der Myliobatiden sind ebenso reduziert, wie bei allen Selachiern. Der Beckenknorpel zeigt die Gestalt eines dünnen, nach vorn gerichteten Bogens, der in der Mediane vorgezogen ist. Die gleiche Form hat der Beckenknorpel der Trygoniden, nur dass bei Potamotrygon sich ein medianer Fortsatz an dem Bogen befindet.

Bei den übrigen Rochen ist das Becken kräftiger entwickelt und dient beiderseits einem starken Knorpelstabe und ausserdem einer Reihe von kräftig entwickelten Flossenstrahlen zum Stützpunkt. Diese von *Jaekel* nach ihrer physiologischen Funktion benannten Lauf- und Stützspangen fehlen den Myliobatiden und Trygoniden gänzlich. Eine dorsale Flosse ist bei den Myliobatiden nur sehr gering ausgebildet. Bei den Trygoniden fehlt sie zuweilen, an ihrer Stelle findet sich öfters ein dorso-ventral gelegener Flossensaum. Doch fehlen bei Urogymnus und Ellipserurus auch diese.

Sonst finden sich bei den Rochen überall wohlausgebildete, scharf abgesetzte Rückenflossen, in der Einzahl bei Torpediniden oder in der Mehrzahl der Rhinobatiden und Rajiden.

Auch die peitschenförmige Gestalt des Schwanzes und den Mangel einer Schwanzflosse teilen die Myliobatiden nur mit den Trygoniden, sonst findet man wohlentwickelte Schwanzflossen bei den andern Familien. Bei Myliobatis findet sich hinter der Rückenflosse an der Schwanzwurzel ein Hautstachel. Bei alten Tieren von Aetobatis wurden sogar sechs hintereinander stehende Stachel gefunden. Der Stachel besteht aus Vasodentin und kann ersetzt werden, indem vor dem ersten Stachel, ihm dicht anliegend, ein zweiter entstehen kann. Diese Stacheln mit derselben Struktur und Entwicklung finden sich unter den Rochen nur noch bei den Trygoniden, wo sie mit wenigen Ausnahmen konstant vorhanden sind.

Von anderen Merkmalen, welche die Myliobatiden mit den

Trygoniden gemeinsam haben, die sie aber wesentlich von den anderen Rochen unterscheiden, will ich noch den Mangel eines Rostrums und der Rippen und ferner die Selbständigkeit der Copularia erwähnen.

Jedoch habe ich eine Differenzierung vorläufig noch nicht angeführt, die die wichtigste und bedeutendste ist. Sie trennt sie nicht nur von den Pristiden, Rhinobatiden, Torpediniden und Rajiden, sondern sogar von den jetzt lebenden Trygoniden. Es ist dies die Anordnung und Form der Zähne, welchen sich Struktur und Entwicklung mit gleicher Wichtigkeit anreihen.

## Vergleichung der Zähne.

Während bei den von *Jaekel* unter dem Namen Rhinoraji zusammengefassten Rochen sämtliche Zahnbildungen aus hochentwickeltem Dentin mit einer zusammenhängenden, schlauchförmigen Pulpa bestehen, sind sie bei den Myliobatiden und Trygoniden aus Vasodentin aufgebaut, und während sich sonst vielleicht Übergänge zu den Rhinoraji in der Form der Zähne finden, ist hier eine vorläufig unüberbrückbare Kluft zwischen den Rhinoraji einerseits und den Myliobatiden und Trygoniden andererseits.

Eine ebensolche Kluft war bis vor kurzem aber auch zwischen Trygoniden und Myliobatiden infolge der bei beiden durchaus verschiedenen Anordnung und Form der Zähne.

*Jaekel* hat mit der Auffindung von Zwischenformen und ihrer Deutung und Verwertung auch diese letzte Scheidung zwischen den beiden Abteilungen beseitigt. Mit Hilfe dieser Zwischenformen des Gebisses gelang es, den Stammbaum der Myliobatiden bis an seinen Ursprung hin festzustellen.

Gewissermassen den Ausgangspunkt der ganzen Reihe bildet das Gebiss von Rhinobatus. Dasselbe sitzt auf der wellenförmigen Oberfläche der Kiefer auf und besteht aus dicht nebeneinander liegenden rhomboiden Zähnen mit gewölbter, von einer undeutlichen Querfurche durchzogenen Kaufläche. Die Zähne stehen in schräg zur Längsaxe des Tieres verlaufenden Reihen eng aneinander. Ihre Grösse ist verschieden, je nachdem sie auf einer Erhebung der Kieferoberfläche stehen, wo sie gross sind, oder in einer Einsenkung, die kleinere Zähne aufweist.

Diesem Gebisse, welches schon sehr dem der Trygoniden verwandt erscheint, folgt als zweites der Reihe das Gebiss von

Hypolophus sephen. Die Kiefer verlaufen hier nicht wellenförmig, sondern sie sind nur an der Symphyse nach vorn ausgebogen. In dieser Ausbiegung findet sich beim Oberkiefer auch eine Einsenkung. Das Gebiss ist in den beiden Kiefern verschieden. Im Unterkiefer stehen insgesamt 14 Reihen Zähne nebeneinander, sie sind also paarig angeordnet. Die Reihen verlaufen in gerader Richtung von vorn nach hinten. Die einzelnen Zähne stehen dicht bei einander und sind mit ihrer Basis übereinander geschoben. In der Grösse variieren die einzelnen Zähne sehr wenig. In den Mittelreihen sind sie grösser und werden ganz allmählich nach den Seiten zu etwas kleiner. Die Oberfläche ist sechseckig ohne Furchen oder Leisten. Jeder Zahn besitzt 2 Basalrippen, oder, wie sie *Jaekel* nennt, Wurzelhörnchen. Während der Unterkiefer in der Symphyse nur nach vorn gebogen ist, aber in allen Teilen ungefähr in derselben Ebene bleibt, so dass das Zahnpflaster nur ganz leicht in der Mitte gewölbt ist, befindet sich am Oberkiefer in der Gegend der vorgestreckten Symphyse eine Grube. Damit ist eine Wölbung der Seiten verbunden, so dass wir hier fast die Verhältnisse von Rhinobatus wiederfinden. Die Reihen stehen schräg zur Längsaxe, ihre Zahl ist bedeutend grösser als im Unterkiefer, ebenfalls paarig angeordnet. Die Zähne berühren sich hier innig. In der Symphysengrube sind die Zähne erheblich kleiner, wie an den Seiten, wo sie grösser werden als die Unterkieferzähne. Die Oberfläche der Seitenzähne ist sechseckig und glatt, die kleineren Zähne der Einsenkung dagegen zeigen an ihrer mehr rhombischen Oberfläche einen Kamm und dabei eine flache Grube. Die Wurzelhörnchen sind 2 an der Zahl wie im Unterkiefer.

Dieses Oberkiefergebiss erweist sich wieder in vieler Beziehung dem Trygongebiss verwandt. Am Unterkiefer aber ist ausser der paarigen Anordnung der Reihen und der Wurzelform keine Ähnlichkeit mit Trygon mehr. Das Unterkiefergebiss ähnelt jedoch ganz bedeutend dem Gebiss der Myliobatiden, wie gleich mehr ersichtlich werden wird.

Sucht man von Hypolophus sephen aus nach verwandten Formen, so trifft man solche zunächst in den Zähnen von Rhombodus. Dieselben sind jedoch bisher nur einzeln gefunden, so dass man nur ausser ihrer Form auf ihre Anordnung und auf die Gestalt der Kiefer schliessen kann. Die Zähne sind in verschiedener Form und Grösse vorhanden und ähneln fast in jeder Beziehung den

Zähnen von Hypolophus, ja aus der Form der rhombischen Oberfläche kann man ziemlich sicher auf schräg verlaufende Reihen und auf eine starke Vorbiegung der Symphyse schliessen.

An den Unterkiefer von Hypolophus sephen reiht sich ferner das Gebiss von Rhinoptera polyodon. Das Unterkiefergebiss ist wiederum von dem des Oberkiefers verschieden, wenn auch nicht sehr bedeutend. Die Symphyse des Unterkiefers ist weniger vorgebogen, wie bei Hypolophus. Sie bilden ebenfalls durch ihre enge Aneinanderlagerung ein Pflaster, das in der Symphysengegend schwach gewölbt ist. Die Zähne haben eine sechseckige glatte Oberfläche und sind in ihrer Grösse nur wenig voneinander verschieden.

Der Oberkiefer, bei dem die Zähne ebenfalls gleichmässig gestaltet sind, und bei dem die Symphysengrube fehlt, unterscheidet sich von dem Unterkiefer nur durch ein, allerdings sehr bedeutungsvolles Merkmal. Es findet sich im Gebisse des Oberkiefers eine unpaare Zahnreihe, zwar klein und nicht ganz median gelegen, aber sie dient doch als wichtiges Überleitungsmerkmal zu den späteren Formen.

Denn bei der nun folgenden Art, der Rhinoptera woodwardi, auch Zygobatis genannt, ist diese unpaare Zahnreihe schon mächtig entwickelt und mit ihr die sie auf beiden Seiten begrenzenden Zahnreihen. Die Zahl der Reihen beträgt nur noch 7, und zwar sind beiderseits die äussersten 2 Reihen in ihrer Grösse zu Gunsten der Mittelplatte reduziert, so dass hier zum ersten Male Mittelplatten und Randsäulen unterschieden werden können. Die Form der Oberfläche ist hexagonal und die Aneinanderfügung der Einzelzähne zu einem Pflaster wie bei den Vorgängern. Mit der Verbreiterung der Mittelplatten geht hier eine Vermehrung der Basalrippen Hand in Hand. Hier wird die für Trygon typische Zweizahl derselben bei den Mittelplatten verlassen.

An Rhinoptera woodwardi schliesst sich Promyliobatis, der schon vorhin erwähnt wurde. Sein Gebiss ist der Form und Anordnung nach durchaus das von Myliobatis, wenn man nicht die relativ geringere Breitenausdehnung der Mittelreihe als ein Unterscheidungsmerkmal ansehen will.

Hinter Promyliobatis findet nun Myliobatis aquila seinen Platz mit dem oben ausführlich beschriebenen Gebisse, bei dem die Mittelplatten noch mehr verbreitert sind, und die zur Seite der Mittel-

platten liegenden breiten Platten von Rhinoptera woodwardi zu Säulen reduziert sind, so dass bei Myliobatis eine Reihe breiter Mittelplatten und jederseits 3 Reihen hexagonaler oder rhombischer Säulen unterschieden werden.

Den Beschluss in der Reihe macht endlich Aetobatis, bei dem sich gar keine Säulenreihen mehr finden; sondern das Pflaster wird von einer einzigen Reihe sehr breiter Zahnplatten mit abgerundeten Ecken gebildet.

Selten wird es möglich sein, eine so geschlossene phylogenetische Reihe aufzustellen, die geradezu unantastbar erscheint. Aber auch der geringste Zweifel an der Richtigkeit dieser Aufstellung muss schwinden bei der Betrachtung der Resultate, die *Jaekel* in der Enwicklungsgeschichte der Zähne von Myliobatis und Aetobatis erhielt, und die ich durch meine Untersuchungen und Befunde für Myliobatis vollauf bestätigen kann.

Bei dem Embryo von Myliobatis fand ich, gleich *Jaekel*, die erste Anordnung der Reihen paarig (Fig. 14). Damit ist die Annahme einer zufälligen Gestaltung bei dem von *Jaekel* untersuchten Embryo ausgeschlossen, und ebenso fand ich Mittelzähne und Randzähne zunächst von gleicher Grösse.

Beide Merkmale sind insofern von grosser Beweiskraft für die Richtigkeit obiger Reihe, als durch die gleiche Grösse der nebeneinander liegenden Zähne das Stadium der Rhinoptera polyodon und durch die paarige Anordnung der ersten Zähne das Stadium von Hypolophus sephen und den Trygoniden durchlaufen wird. Ja, man kann sogar annehmen, dass diese ersten Zähne den Trygonidenzähnen auch insofern gleichen, als sie nur 2 Basalrippen haben. Es ist dies sehr wahrscheinlich, da ja die Randsäulen zum Teil noch später diese Form haben, die Basalrippen an den Mittelplatten aber erst mit dem Wachstum des Tieres langsam zunehmen, wie oben beschrieben.

Bei einem Aetobatisembryo fand *Jaekel* ebenfalls die ersten Zähne paarig angeordnet, und von nicht minder grossem Interesse ist der Befund von Seitenzähnchen neben den Mittelplatten in der ersten Zeit, die dann später verloren gehen. Hier wird also auch das Myliobatisstadium in der frühesten Jugend von Aetobatis durchlaufen.

Diese Verdrängung der Seitenzähne auf Kosten der Verbreiterung der Mittelplatten fasst *Jaekel* als Grund einer Verschmelzung auf. Er sagt von den Centrobatiden: „Bald darauf stellt sich bei diesen

die Tendenz ein, durch Verschmelzung nebeneinander stehender Zähne längere Zähne zu bilden.“ Diese Annahme erscheint ja um so mehr berechtigt, als mit der Verbreiterung der Mittelplatten in den meisten Fällen eine Verringerung der Zahl der Zahnreihen verbunden ist. Trotzdem bin ich bei meinen Untersuchungen zu ganz andern Resultaten in dieser Hinsicht gelangt.

## Die Frage der Konkrescenz.

Zu der Frage der Konkrescenz der Zähne haben die verschiedensten Forscher Stellung genommen, und zwar stehen sich dabei die Meinungen sehr gegenüber. Ich kann nun nicht daran denken, alle hier zum Worte kommen zu lassen und muss mich darauf beschränken, vor allem diejenigen zu erwähnen, die die Selachier mit in ihre Betrachtungen gezogen haben, oder die Frage so verallgemeinert haben, dass die Selachier mit inbegriffen sind. Es sind dies *Röse, Kükenthal* und *Credner*.

*Röse* (2) hält die Zähne der Myliobatiden für entstanden durch Verschmelzung der dünnen, langen, mit Röhren ähnlicher Pulpa versehenen Einzelzähnen der Siluriden. Er erklärt überhaupt die grossen und komplizierten Zahnbildungen für Verwachsungsprodukte. Ebenso ist *Kükenthal* der Meinung, dass die komplizierten Zahnformen der Selachier auf Verwachsung beruhen. Auch er stellt den Satz auf: „Die Ausbildung der Zähne ist in erster Linie auf die Verschmelzung von Einzelzähnen zurückzuführen.“ *Credner* behauptet, dass „die gefalteten und komplizierten Zähne polysynthetisch sind d. h. das Produkt der Verschmelzung der Pulpen einer vielzähligen Gruppe von Zahnanlagen“ sind.

Ehe ich auf die spezielle Frage bei Myliobatis eingehe, will ich mich zunächst gegen die Annahme *Röses* wenden, dass die mehrspitzigen Zähne der Selachier aus einer Anzahl einspitziger Zähne entstanden sein sollen. *Röse* (6) sucht seine Ansicht an der Entwicklung der dreispitzigen Zähne von Chlamydoselachus zu beweisen. Obgleich er vorher erwähnt, dass an dem von ihm untersuchten Embryo „das Epithel vollständig mazeriert und nur noch fetzenweise erhalten“ war, giebt er doch nachher als sicheren Befund an, dass sich die 3 Zahnbeinkegel völlig unabhängig entwickeln. Um aber dies sicher nachweisen zu können, bedarf es doch der Betrachtung des Schmelzkeimes, der dabei jedenfalls eine grosse Rolle spielt, indem er auf dem ersten Stadium der Ent-

wicklung einzig und allein die Verbindung der Spitzchen herstellen kann. Selbstverständlich entwickeln sich die drei Spitzen zuerst isoliert, denn da die Abscheidung der Hartsubstanzen des Zahnes im obersten Teile beginnt, so müssen selbst bei geringerer Fältelung des Schmelzkeims zuerst isolierte Schmelzschuppen und Dentinkegel entstehen, die dann zusammenwachsen. *Röse* giebt nun an, dass die 3 Spitzen erst je einen Sockel bilden, und dann die Sockel zu einer Kalkplatte verschmelzen. Aus Fig. 6 und 7 seiner Abbildungen ist aber ersichtlich, dass die 3 Spitzen bei Chlamydoselachus noch durch Schmelz miteinander verbunden werden, was insofern von Wichtigkeit ist, als dadurch die Annahme, dass die Spitzen nur durch Einbuchtung des Schmelzkeims entstanden sind, mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat.

*Röse* (6) erklärt selbst, dass er weit entfernt ist, jedes Schmelzhöckerchen eines Carcharias als Einzelzähnchen zu betrachten. Diese Schmelzhöckerchen und die Spitzen der mehrspitzigen Haifischzähne unterscheiden sich jedoch nur durch die Grösse, nicht durch die Art der Entstehung. Beide sind sie meiner Ansicht nach entstanden durch kleinere oder grössere Einbuchtungen des Schmelzkeims, hervorgerufen durch das Bedürfnis, mittelst der Vermehrung der Spitzen bei fester Verbindung die Gewalt beim Ergreifen und Festhalten der Beute zu haben.

Verfolgt man die Entwicklung der Zähne von Myliobatis und namentlich der höheren Mittelplatten, wie dies oben geschehen, so lässt sich nirgends ein Anhaltspunkt für die Annahme einer Verschmelzung finden. Weder beim Embryo noch an älteren Tieren kann man an Frontalschnitten durch die jüngsten Zahnanlagen und die Zahnleiste die geringste Andeutung hierfür entdecken. Die Zahnkeime der Mittelplatten zeigen selbst bei ziemlich beträchtlicher Breite an der Oberfläche der Papille nur eine ganz glatte Cylinderepithelbedeckung.

Bei dem Embryo besteht die erste Bezahnung aus ganz kleinen Zähnen und die Mittelplatten zeigen ebenfalls die Grösse der Randsäulen. Die einzelnen Zähne sind zunächst durch Zwischenräume getrennt, bis mit dem Grössenwachstum der Mittelplatten eine Aneinanderlagerung erfolgt. Die mikroskopische Untersuchung dieses Teils der Zahnanlage ergab innerhalb der Zwischenräume auch nicht die Spur von später mit den Mittelplatten verschmelzenden Zahnanlagen.

Wir finden die Zahl der 7 nebeneinander liegenden Zahnreihen von Myliobatis schon bei Rhinoptera woodwardi und können dabei einen eigentümlichen Reduktionsprozess verfolgen. Bei Myliobatis vergrössert sich die Mittelplatte auf Kosten der beiden Nebenplatten, indem sie nicht mit ihnen verschmilzt, sondern sie nur verkleinert. Denn es ist sehr wenig wahrscheinlich, dass eine Teilung der Platten (wie sie sich bei Rhinoptera woodwardi finden) erfolgt, ein Teil mit der Mittelplatte verschmilzt und sie dadurch vergrössert, der andere Teil frei bestehen bleibt. Vielmehr handelt es sich um eine Einengung und Verkleinerung dieser Zähne. Geht diese Verkleinerung dann weiter, so haben die Seitenzähne schliesslich keinen Platz mehr und gehen verloren, wie bei Aetobatis. Dort zeigen sich beim Embryo in der ersten Zeit Seitenzähnchen, wenn die Mittelplatte noch kleiner ist, sobald sie sich vergrössert, verschwinden sie. Eine Verschmelzung findet hier sicher ebenso wenig statt, denn alle Befunde bei Myliobatis haben bei der sonstigen Homologie auch sicher Geltung für Aetobatis.

Man kann nämlich an einem und demselben Tiere von Myliobatis die Verbreiterung der Mittelplatten aus kleiner Form entstehen sehen. Man kann, wie ich oben beschrieben, verfolgen, wie die nacheinander folgenden Zahnkeime der Ersatzzähne für die Mittelplatten immer breiter angelegt werden, während im übrigen die Papille vom Embryo an in ihrer Form und Struktur gleich bleibt.

Was nun aber die Annahme *Röses* anbetrifft, dass die Myliobatidenzähne aus den Röhrenzähnen der Siluriden durch Zusammenwachsen entstanden sein sollen, so kommt diese Frage nicht nur für die Mittelplatten, sondern auch für die Randsäulen in Betracht, da ja auch diese in ihrer Krone aus den röhrenartig nebeneinander stehenden Pulpenkanälen bestehen.

Gegen die Heranziehung des Vasodentins zum Beweise der Konkrescenztheorie erklärt sich *Jaekel*, welcher die Anschauung vertritt, dass die Faltung der komplizierten Zähne nur infolge der Kürze der Dentinkanälchen resp. der geringeren Leistungsfähigkeit der Odontoblasten entstanden ist, und erwähnt beispielsweise, dass die Zahnplatten der paläozoischen Dipnoer zahlreiche geschiedene Höcker besitzen, deren jeder eine Anzahl röhrenförmiger Pulpen in sich vereinigt. Läge hier eine Verschmelzung vor, so könnten die Höcker nur die Reste früherer Einzelzähne sein. Ist

dies schon ein guter Gegenbeweis gegen die Annahme einer Verwachsung aus Röhrenzähnen, so dürften wohl meine Befunde bei den Zähnen der Embryonen von Myliobatis einen zweiten wichtigen Gegenbeweis liefern. Wären die Zähne aus Einzelröhren zusammengewachsen, so könnte man erwarten, bei den Zähnen des Embryos zum mindesten Andeutungen daran zu finden. Bei Myliobatisembryonen ist gerade das Gegenteil der Fall. Bei ihnen fehlt jede, auch die geringste Andeutung von Säulenbildung überhaupt. Die Zähne, die natürlich sehr niedrig sind, bestehen ganz aus einem durchaus unregelmässigen Netzwerk von Pulpenkanälen (Fig. 13), das noch sehr weitmaschig ist. Das Ursprüngliche ist also dieses, und die Regelmässigkeit des Vasodentins in der Krone ist erst eine mit der zunehmenden Höhe auftretende Eigentümlichkeit, eine Modifikation des Vasodentins, die erst später erworben wurde.

Meiner Ansicht nach ist die Ursache für diese Umgestaltung des Vasodentins in dem Bestreben zu suchen, das Vasodentin gegen die Abnutzung widerstandsfähiger zu machen. Es ist erklärlich, dass bei dem Abkauen von Zähnen, die ganz aus unregelmässig von Kanälen durchzogenem Dentin bestehen, zuweilen kleinere Partieen im Ganzen losgerissen werden, während es bei dieser Röhrenform nur zu einer allmählichen Abschleifung kommt, der Zerstörungsprozess also bedeutend verlangsamt wird. Fragen wir uns ferner, warum das Zahnpflaster aus immer weniger, dabei aber immer breiteren Zähnen zusammengesetzt wurde, so liegt die Beantwortung dieser Frage in der Funktion des Gebisses. Die platte Oberfläche, das zusammenhängende Pflaster, die Verkürzung der Kiefer in der Symphysengegend lassen darauf schliessen, dass wir es hier mit Formen zu thun haben, welche ihre Nahrung kauen und zermalmen. Da diese Nahrung jedenfalls aus harten Schalentieren bestand, so genügte die Ineinanderfügung der Zähne, so kompliziert sie auch mit ihren ineinander greifenden Vorsprüngen und der Verschiebung der Basis ist, anscheinend nicht der Gewalt, die die Tiere mit ihren kurzen kräftigen Kiefern auszuüben imstande sind, und daher trat eine Verbesserung in dieser Hinsicht ein, indem weniger, aber dafür breitere Einzelzähne ausgebildet wurden.

## Schluss.

Zum Schlusse sei es mir nun nochmals gestattet, auf die Wichtigkeit der Myliobatiszähne hinzuweisen, die sie in beiden Fragen, der systematischen Stellung von Myliobatis und in der Konkrescenztheorie der Zähne, speziell der komplizierten Selachierzähne haben.

Nicht sowohl die Flossenform, der Mangel des Rostrums, der Schwanzstachel, Beckenknorpel und die sonstigen Merkmale sind es, welche den Myliobatis in seine Stellung im System brachten, als gerade die Zähne. Durch die Vergleichung der Zahnform und Anordnung gelang es, die Stammreihe von Rhinobatus bis Aetobatis festzustellen, durch die Vergleichung ihrer Struktur die Myliobatiden mit den Trygoniden zusammenzufassen und gegen die übrigen Rochen abzugrenzen. Die Entwicklungsgeschichte der Zähne von Myliobatis gab den sicheren Beweis der Richtigkeit des phylogenetischen Stammbaumes, aber nicht nur dieses. Sie schuf auch eine sichere Brücke zu den in Zahnform und Anordnung heute abweichenden Trygoniden. Zwar weist schon Hypolophus sephen grosse Ähnlichkeit zu den Trygoniden auf, aber phylogenetisch liess sich eine so klare Deduktion, wie bei Myliobatis nicht herstellen, daher sind die Funde des Trygonidencharakters in dem embryonalen Myliobatisgebisse von grossem Werte. Dazu kommt noch, dass wir in Promyliobatis einen Myliobatiden besitzen, der in der Form der Brustflossen nahe Verwandtschaft zu Trygon zeigt. Ich nehme daher keinen Anstand, auf Grund dieser Befunde, nach *Jaekel* die Myliobatiden und die Trygoniden zusammenzufassen, sie in eine Familie, die der Centrobatiden, einzureihen und damit von den übrigen Rochen zu scheiden.

Auch in der Frage der Entstehung der komplizierten Selachierzähne sind die an Myliobatiszähnen gemachten Befunde von Wert durch die erhaltenen Resultate, die ich nochmals kurz zusammenfassen will:

1) Die Zahnkeime der Zähne beim Embryo und beim alten Tiere zeigen die einfachste Form.

2) Die Zahl der Keime nebeneinander liegender Zähne ist beim Embryo und beim alten Tiere gleich, und es finden sich beim Embryo in den breiten Zwischenräumen zwischen den Zähnen keine Zahnanlagen.

3) Die breiten Platten entstehen aus den kleinen embryonalen Zähnen durch zunehmende Verbreiterung der hintereinander entstehenden Keime.

4) Die als Einzelzähnchen angesprochenen Röhren der Krone fehlen den Zähnen des Embryos gänzlich und sind nur als eine Modifikation des Vasodentins aufzufassen.

Durch diese Resultate wird für die Myliobatiszähne die Annahme der Verschmelzung beseitigt. Die Myliobatiszähne sind Einzelzähne.

Die Verallgemeinerung der Konkrescenztheorie auf alle Zähne ist also durchaus nicht angängig, ja nicht einmal bei den Selachierzähnen durchführbar.

Wenn nun aber bei den Zähnen von Myliobatis mit dieser Grösse und dem komplizierten Bau die Verwachsung ausgeschlossen ist, so erscheint mir dieselbe auch bei den übrigen Selachiern zweifelhaft, da es bisher an bestimmten Beweisen für die Entstehung aus Verwachsung bei den Selachierzähnen fehlt.

---

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. *C. Chun* in Breslau für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, die freundliche Ueberlassung des Materials und seine thatkräftige Unterstützung, Herrn Prof. Dr. *Rud. Burghardt* in Basel sowie Herrn Privatdozenten Dr. *Braem* für ihren fördernden Rat meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

# Litteratur.


*Baume, R.* Odontologische Forschungen. 1882.

*Born.* Bemerkungen über den Zahnbau der Fische. Heusingers Zeitschr. f. org. Phys. I. 1827.

*Brunn.* Über die Ausdehnung des Schmelzorgans und seine Bedeutung etc. Arch. f. mik. Anat. Bd. 29. 1887.

*Carlson, A.* Über die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen. Zool. Jahrb. Anat. VIII. Bd.

*Credner.* Zur Histologie der Faltenzähne paläozoischer Stegocephalen. Abh. d. math. phys Kl. d. k. sächs. A. W. Bd. XX. 1893.

*Ebner.* Histologie der Zähne mit Einschluss der Histogenese. *Scheff,* Hdbch. d. Zahnh. 1891.

*Giebel.* Odontographie.

*Harless.* Über den Zahnbau von Myliobatis aquila und dem verwandten Rochen Trikeras. Abh. der II. Kl. d. k. Akad. d. Wiss. V. 1851.

*Heinke.* Über die Zähne der niederen Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 23. 1873.

*Hertwig, O.* Über Bau und Entwicklung der Plakoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr. VIII. 1874.

*Hoffmann.* Über die Entwicklung des Kronencements an den Backzähnen der Wiederkäuer mit Berücksichtigung der Zahnentwicklung im allgemeinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1894.

*Jaekel, O.* (1). Die Selachier aus dem oberen Muschelkalk Lothringens. Abh. z. geol. Spezialkarte v. Els.-Loth. III. Bd. 1889.

— (2). Über mikroskopische Untersuchungen im Gebiete der Paläontologie. N. Jahrb. f. Min. Geol. Pal. I. Bd. 1891.

— (3). Die eozänen Selachier vom Monte Bolca. 1894.

— (4). Über sogenannte Faltenzähne und kompliziertere Zahnbildungen überhaupt. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Freunde Berlin 1894.

*Kölliker.* Epitheliale Struktur des Schmelzorgans. Mikr. Anat. II. 1852.

*Kükenthal.* Entstehung und Entwicklung des Säugetierstammes. Biol. Centrbl. XII. 1892.

*Leydig, F.* Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. 1857.

*Owen.* Odontographie. 1840.

*Partsch, C.* Die histologische Untersuchung der Hartgebilde des Organismus. Sitz.-Ber. Naturforsch. 1894.

*Röse, C.* (1). Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Jena. Zeitschrift. 1891.

*Röse, C.* (2). Über Zahnbau und Zahnwechsel der Dipnoer. Anat. Anz. 1892. VII. Bd.

— (3). Über die Zahnentwicklung der Reptilien. Anat. Anz. VII. 1892.

— (4). Zur Phylogenie des Säugetiergebisses. Biol. Centralbl. XII. 1892.

— (5). Zahnentwicklung des Menschen. Schweiz. Vierteljschr. f. Zahnh. 1892.

— (6). Über die Zahnentwicklung von Chlamydoselachus anguineus Garm. Morph. Arb. v. *G. Schwalbe.* IV. 1895.

*Schwalbe, G.* Über Dentitionstheorieen. Sitz-Ber. d. Anat. Ges. Strassburg.

*Tomes, Ch.* (1). Developement of the teeth. Phil. Trans. Vol. 165. 1876.

— (2). Dass. Quart. journ. of mikr. sc. 16. 1876.

— (3). On the developement of the teeth of fishes. Phil. Trans. Roy. Soc. Vol. 166. 1876.

— (4). On the structure of vascular dentin. Phil. Trans. Proc. of the Roy. Soc. Vol. 26. 1876.

— (5). A manual of dental anatomy. 1889.

*Waldeyer.* Bau und Entwicklung der Zähne. *Strickers* Gewebelehre 1871.

*Wiedersheim.* Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere 1886.

## Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Schematische Zeichnung des Gebisses von Myliobatis aquila nach *Owen.*

Fig. 2. Oberfläche des Unterkieferpflasters. (Schematisiert.)
a jüngste Anlage einer Mittelplatte.

Fig. 3. Teil der Unterfläche eines Pflasters in der Gegend der Mittelplatten und Randsäulen.
a Längsrippen, b Riefen, m Mittelplattenrippen,
1 erste Randsäulenrippen, 2 mittelste Randsäulenrippen, 3 Rippen der äussersten Säulenreihe.

Fig. 4. Form der Zähne älterer Tiere auf einem Längsschnitte.
a vorn, b hinten.

Fig. 5. Schema der Stellung des Ober- und Unterkieferpflasters zu einander.
a Oberkiefer, b Unterkiefer, c Mundhöhle, d Schleimhautfalte.

Fig. 6 A. Darstellung der Zahnleiste und Entwicklung der Zähne bei einem ganz jungen Embryo.

Fig. 6 B. Bildung der Schleimhautnische bei einem älteren Embryo.

Fig. 7. Längsschnitt durch die hintersten Zähne im Unterkiefer eines jungen Tieres von Myliobatis aquila. (Schematisiert).
a Umschlagstelle des Bindegewebes, b Gewebe der Hautfalte, c Kieferknorpel, d Dentinkeim, e Ernährungszellen des Cylinderepithels, f Schleimhautnische, s Schmelzkeim, z Beginn der Dentinbildung, bi Bindegewebe, ep Epithel.

Fig. 8. Querschnitt durch das Oberkieferpflaster von Myliobatis aquila (Lupenvergrösserung).
l Längsrippen, l, Längsrippe mit Kanalmündung nach aussen und in die Riefe, r Riefen, v Vorsprung an der Seitenfläche.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Zahn in seinem Kronenteile (eine Ecke).

Fig. 10. Querschnitt durch zwei benachbarte polygonale Röhren der Krone.
d konzentrisch geschichtetes Dentin, dc Dentinkanälchen, p Pulpenkanal.

Fig. 11. Längsschnitt durch 2 benachbarte Röhren der Krone und den obersten Teil der Basis.
i Interglobularräume, p Pulpenkanäle, s Schmelz.

Fig. 12. Basalteil und Rippen einer Randsäule im Zusammenhang mit den Weichteilen. Vergr. 440.
ba Basalteil, bg Blutgefäss, bi Bindegewebe, cm Kanalmündungen, ep Epithel, k Knorpel, p Pulpa, r Rippen.

Fig. 13. Embryonaler Zahn im Zusammenhang mit der Zahnleiste. Vergr. 440.
c Schmelzkeim, d Dentinablagerung, e Ernährungszellen des Cylinderepithels der Zahnleiste.

Fig. 14. Kiefer eines Embryos von Myliobatis. Lupenvergrösserung.
n Nasenklappe.

Fig. 15. Bildung der Zahnleiste bei einem Embryo von Torpedo marmorata.
d Deckschicht, f Stelle der Faltung, z Zahnleiste, k Knorpel.

Fig. 16. Bildung des ersten Zahnkeims bei einem älteren Embryo von Torpedo marmorata.
Bezeichnungen wie Fig. 15.

Fig. 12.

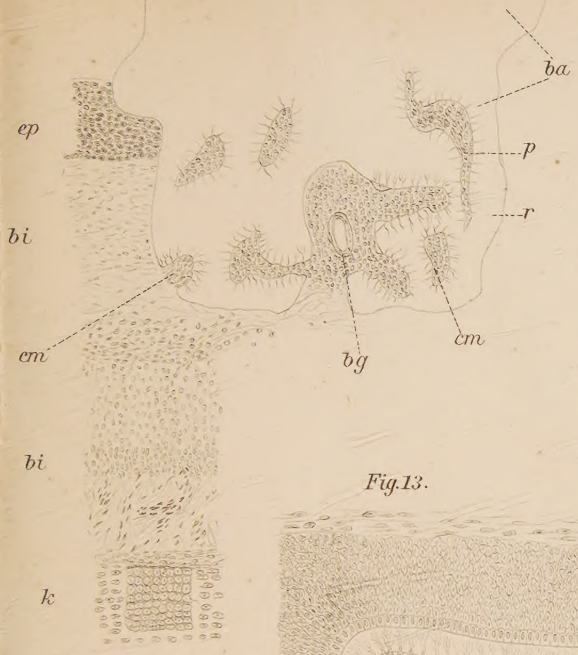



Fig. 16.

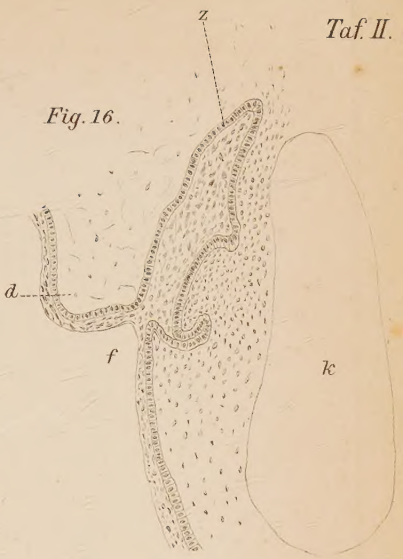



Fig. 13.

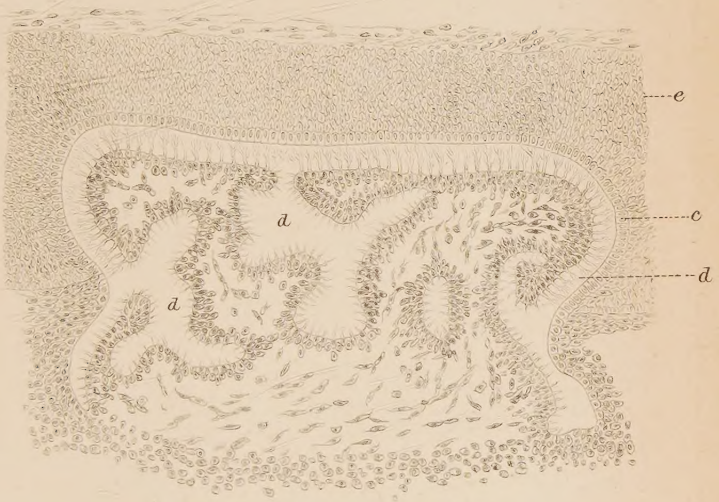



Fig. 15.

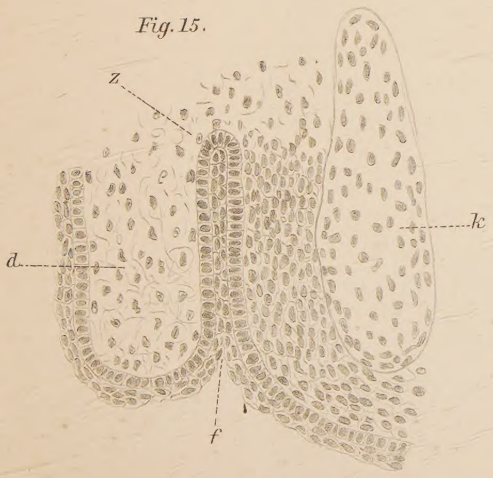
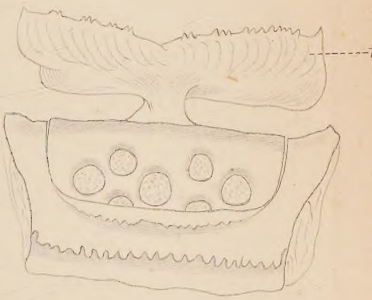



Fig. 14.



Lith. Anst. v. C. Kirs